

Allometrische Untersuchungen an inneren Organen von Säugetieren als Beitrag zur „neuen Systematik“^{1, 2}

Von HANS FRICK

Aus dem Senckenbergischen Anatomischen Institut der Universität Frankfurt/M

Direktor: Prof. Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 26. 1. 1961

In den letzten Jahren wurde verschiedentlich die Möglichkeit diskutiert, mit Hilfe der Allometriegleichung für Teilgrößen des Organismus artkennzeichnende Maßzahlen, die Allometrie konstante (= Allometrie exponent) und die Integrationskonstante (= Faktor b), zu berechnen (RÖHRS 1958, 1959, FRICK 1959). Für die taxonomische Bewertung des einzelnen Individuums kommt diesen Maßzahlen kaum Bedeutung zu, doch sind sie als zahlenmäßiger Ausdruck von Arteigenheiten von großem theoretischen Interesse. Sie ergänzen die bisher üblichen Methoden der quantitativen Formbeschreibung und ermöglichen — im Gegensatz zu den größenabhängigen Relativwerten und Indices — sinnvolle Aussagen über Proportionsunterschiede bei adulten Individuen ungleich großer Arten.

Während andere Autoren vor allem die Beziehungen zwischen Linearmaßen des

³
Schädels und $\frac{1}{3}$ Hirnschädelkapazität sowie verschiedener Schädelmaße untereinander analysierten (RÖHRS 1959, 1961, BÄHRENS 1960, HÜCKINGHAUS 1961), haben wir uns die Frage vorgelegt, inwieweit den Beziehungen zwischen Körpergewicht und Organengewichten bei Säugetieren, insbesondere bei Muriden, ein artkennzeichnender Charakter zukommt. Die Auswertung der von meinen Mitarbeitern und mir durchgeführten quantitativen Untersuchungen an individuenreichen Stichproben von Waldmaus, Albinomaus und Rötelmaus ergab enge Korrelationen zwischen Nettokörpergewicht und Gewicht von Herz, Leber, Nieren und Gehirn. Die Voraussetzung zur Berechnung von Allometrie- und Integrationskonstanten ist damit erfüllt. Für das Herz adulter weiblicher Individuen von *Apodemus sylvaticus* beträgt z. B. der Allometrie exponent 0,64 (KLEMMT 1960). Bei einer Zunahme des Logarithmus des Körpergewichts um 1 vergrößert sich der logarithmische Wert des Herzgewichts der Waldmaus um 0,64. Aus den von HESSE (1921) veröffentlichten Herzgewichten errechneten wir für die Weibchen von *Apodemus sylvaticus* ebenfalls einen Exponenten von 0,64. Die Übereinstimmung der beiden Werte ist jedoch nicht Ausdruck einer Art- oder Gattungsspezifität; denn die für weibliche Albinomäuse und für männliche Individuen von *Sciurus vulgaris* errechneten Herzexponenten von 0,74 sind nicht signifikant von den für die Waldmaus ermittelten Exponentenwerten verschieden. Für eine Reihe wildlebender, unter Laborbedingungen oder im Hausstand gehaltener Säugetiere, so z. B. für Maulwurf, Rötelmaus, Albinoratte, Haushund,

¹ Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

² Nach einem Vortrag auf dem Kolloquium zwischen Zoologen und Paläontologen in Tutzing am 17. 1. 1961.

Rotfuchs und äthiopische Primaten, errechneten wir Herzexponenten von 0,82 bis 0,86. Bei allen diesen Formen steht für die untersuchten Stichproben die Zunahme des Herzgewichtes in einem gleichen konstanten Verhältnis zur Zunahme des Nettokörpergewichtes; die Allometrie konstante für die Beziehungen Herzgewicht zu Organgewicht hat keinen artkennzeichnenden Charakter. Ähnliches gilt für den Allometrieexponenten der Leber und der Nieren. Der Leberexponent beträgt für Waldmausweibchen 0,95 (KLEMMT), für äthiopische Primaten 0,92, beim Haushund 0,91 (FRICK 1957) und für weibliche Albinomäuse 1,00 (SEELIGER). Alle diese Werte sind nicht statistisch gesichert verschieden. Der Nierenexponent hat bei *Apodemus sylvaticus* einen Wert von 0,86 bei den Männchen und 0,91 bei den Weibchen. Er liegt bei einer Reihe von Säugetieren (u. a. Ratte, Haushund, Wolf, Rotfuchs, äthiopische Primaten, afrikanische Ungulaten) zwischen 0,80 und 1,00 (Zusammenstellung siehe KLEMMT). Lediglich bei männlichen Albinomäusen fand SEELIGER mit einem Nierenexponenten von 1,25 einen deutlich abweichenden Wert. Die Albinomäuse (erbreiner Stamm AGNES BLUHM) bilden auch das einzige, an einer genügend großen Stichprobe nachgewiesene Beispiel für eine signifikante Geschlechtsdifferenz des Allometrieexponenten eines der großen Stoffwechselorgane; denn der Nierenexponent der weiblichen Tiere beträgt nur 0,91. Für das Gehirn ergibt sich ein grundsätzlich gleichartiger Befund wie für Herz, Leber und Nieren. Der Hirnexponent kann bei unterschiedlich großen, verschiedenen systematischen Einheiten zugehörigen Arten einen ähnlichen Wert aufweisen. Er beträgt z. B. für Waldmaus, Albinomaus, Albinoratte, Hauskaninchen, Wolf und Rotfuchs um 0,20 (Exponentenwerte nach CHOINOWSKI 1958, FRICK 1958, RÖHRS 1959, KLEMMT 1960, SEELIGER 1961). Auf-

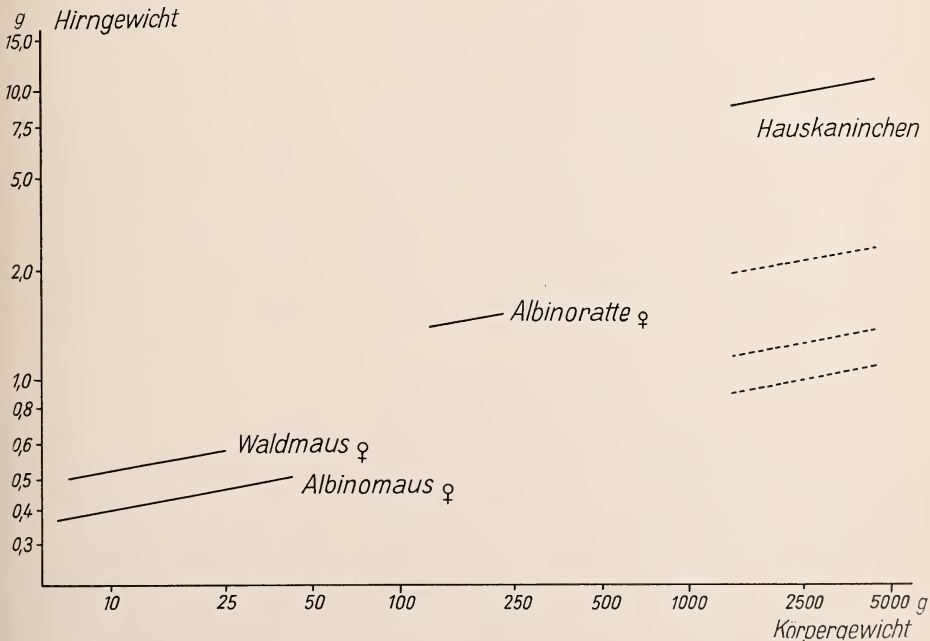


Abb. 1. Beziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht bei Waldmaus, Albinomaus, Albinoratte und Hauskaninchen nach den Daten von CHOINOWSKI (1958), FRICK (1958), KLEMMT (1960), SEELIGER (1961). Eingezeichnet sind nur die Allometrie geraden (Regressionsgeraden). Sie wurden für Waldmaus, Albinomaus und Albinoratte in den Körpergrößenbereich des Hauskaninchens verlängert (unterbrochene Linien), um den annähernd parallelen Verlauf der Geraden deutlicher darzustellen

fällig ist, daß wir bei Wildkaninchen und wilder Wanderratte mit 0,26 bzw. 0,31 einen deutlich höheren Allometrieexponenten finden als bei ihren domestizierten Verwandten, beim Vergleich Wolf-Haushund dagegen das Haustier einen etwas höheren Hirnexponenten aufzuweisen scheint. Insgesamt können wir aus dem bisher Gesagten den Schluß ziehen, daß der Allometrieexponent von Gehirn, Herz, Leber und Nieren, der den Anteil des Körpergewichts an dem jeweiligen Organgewicht ausdrückt, bei Säugetieren im allgemeinen kein artspezifisches, meist nicht einmal ein ordnungsspezifisches Kriterium ist.

Bei der graphischen Darstellung der Beziehungen zwischen Organ- und Körpergewicht in einem doppellogarithmisch unterteilten Koordinatensystem verlaufen die Allometriergeraden (annähernd) parallel, wenn die Allometriekonstanten für das betreffende Organ bei den verglichenen Arten statistisch nicht gesichert verschieden sind. Dies sei für die Beziehungen Hirn-Körpergewicht illustriert (Abb. 1). Die Allometriergeraden wurden als Regressionsgeraden für die Regression von \log Hirn-
gewicht nach \log Körpergewicht berechnet und stellen die den Meßpunkten am besten angepaßten Linien dar. Sie verlaufen für Waldmaus, Albinomaus, Albinoratte und Hauskaninchen annähernd parallel, liegen jedoch in unterschiedlicher Höhe, da der Faktor b (= Integrationskonstante, der den vom Körpergewicht unabhängigen Teil der Hirngröße bestimmt und deshalb auch als Organkoeffizient bezeichnet wurde, bei den verschiedenen Arten differiert. Wir haben somit in dem Faktor b der Allometriegleichung, dem Organkoeffizienten, eine vom Körpergewicht unabhängige Maßzahl berechnet, die — bei statistisch nicht gesichert verschiedenem Wert der Allometriekonstante — eine artbedingte Eigenheit des Gehirngewichtes wiederzugeben scheint. Entsprechendes gilt auch für die Integrationskonstanten (= Organkoeffizienten) anderer Organe (Herz, Leber, Nieren, usw.). Wie kennzeichnend der Organkoeffizient für das Herzgewicht einer Art sein kann, mag ein Vergleich bei äthiopischen Haushunden zeigen. Für die von KLATT 1913 in Erythräa gesammelten Tiere beträgt der Herzkoefizient $346 \cdot 10^{-4}$. Den gleichen Wert, nämlich $347 \cdot 10^{-4}$, errechneten wir für 7 äthiopische Haushunde, die wir 1956 im Hochland von Schoa untersuchen konnten (FRICK 1957).

Was bedeutet nun der Faktor b der Allometriegleichung? Nach KLATT (1919) umfaßt er die Gesamtheit aller inneren und äußeren Faktoren, die — mit Ausnahme des Körpergewichts — das jeweilige Organgewicht bestimmen. Die Integrationskonstante wird sowohl durch die anatomische Konstruktion des Organismus als auch durch den Einfluß der Umgebung, durch Lebensraum und Lebensweise gestaltet, hängt von der Altersstufe und u. U. auch vom Geschlecht der untersuchten Individuen ab. Die Richtigkeit dieser Vorstellungen können wir experimentell prüfen. Meine Mitarbeiterin CLASS (1961) ließ Albinomäuse (erbreiner Stamm AGNES BLUHM) vermehrt körperliche Arbeit leisten. Adulte Weibchen mußten unter definierten Bedingungen insgesamt 40^h schwimmen. Damit

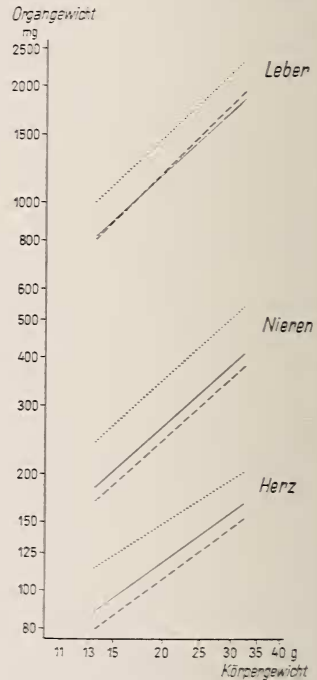


Abb. 2. Beziehungen zwischen dem Gewicht von Herz, Leber und Nieren und dem Nettokörpergewicht bei weiblichen Albinomäusen, die 40^h geschwommen hatten (— — —), bei unter Laborbedingungen gehaltenen weiblichen Albinomäusen (— — —) und bei weiblichen Waldmäusen (.....). Nach CLASS, Z. Anat. 122, 260. 1961

wurde unter sonst gleichen Verhältnissen eine Teilkomponente der Lebensweise geändert. Wie auf Grund der theoretischen Überlegungen zu erwarten war, blieb der Allometrieexponent für die Stoffwechselorgane Herz, Nieren, und Leber – nicht aber für das Gehirn – annähernd unverändert. In der graphischen Darstellung (Abb. 2) verlaufen die Allometriergeraden der genannten Arten für die Schwimmtiere und für die Kontrolltiere nahezu parallel. Der Einfluß des Körpergewichts auf das Gewicht dieser Organe ist somit auch unter experimentell geänderten Bedingungen gleich geblieben. Für Herz und Nieren erhöhte sich jedoch der Wert der Integrationskonstanten (= Faktor b) in signifikanter Weise, die Allometriergeraden dieser beiden Organe liegen bei den Schwimmtieren höher. Als Folge der vermehrten körperlichen Tätigkeit sind bei den Schwimmtieren Herz und Nieren schwerer als bei den Kontrolltieren von gleichem Körpergewicht. Das Lebergewicht wurde dagegen durch die Schwimmtätigkeit nicht in statistisch gesichertem Ausmaß beeinflusst. Interessant ist ein Vergleich mit den Organengewichten eines wildlebenden Verwandten der Albinomaus, nämlich der Waldmaus, die ebenfalls der Unterfamilie der Murinae angehört. (Die Stammform der Albinomaus, die graue Hausmaus, konnte leider nicht zu dem Vergleich herangezogen werden, da wir noch nicht genügend adulte, nichtgravide Weibchen dieser Art untersuchen konnten). Die Allometriergeraden der drei Organe verlaufen für Waldmaus, Versuchs- und Kontrolltiere der Albinomaus annähernd parallel, da – wie bereits erwähnt – die Allometriekonstanten nicht signifikant verschieden sind. Die Integrationskonstante (= Faktor b = Organkoeffizient) ist dagegen bei der Waldmaus für alle drei Organe erheblich größer.

Die experimentelle Prüfung bestätigt die theoretischen Vorstellungen über die Bedeutung des Organkoeffizienten. Daraus ergibt sich, daß der für die verschiedenen Organe der adulten Individuen einer Species errechnete Organkoeffizient strenggenommen lediglich eine für die Population typische Maßzahl ist, aus der die untersuchte Stichprobe entnommen wurde. Die Bedeutung der Integrationskonstante als artkennzeichnende Maßzahl der Beziehungen Organgewicht zu Körpergewicht wird dadurch eingeschränkt. Wie unser Versuch mit den Schwimmtieren gezeigt hat, eröffnet jedoch die Allometrierechnung die Möglichkeit, den Einfluß exogener Faktoren auf die Größe bestimmter Organe zu analysieren. Wir sind z. B. zur Zeit dabei, den Einfluß von Temperatur und Aufenthalt in größerer Höhe zu untersuchen. Damit leistet die Allometrieforschung einen Beitrag zum Verständnis der quantitativen Verschiedenheiten qualitativ gleichartiger Organe. Darin liegt u. E. eine wesentliche Bedeutung der Allometrieforschung für die „neue Systematik“, die nach SIMPSON (1959) „brings together all aspects of science concerned with organic diversity“.

Zusammenfassung

Allometrische Untersuchungen an Säugetieren (insbesondere Muriden) zeigen, daß der Einfluß des Körpergewichts auf die Gewichte innerer Organe (u. a. Herz, Leber, Nieren und Gehirn) bei verwandten Formen und bei systematisch fernerstehenden Arten vielfach sehr ähnlich (d. h. statistisch nicht signifikant verschieden) ist. Den Allometrieexponenten dieser Organe kommt daher im allgemeinen kein artkennzeichnender Wert zu. Dagegen kann der Faktor b der Allometrieformel (= Organkoeffizient = Integrationskonstante) ein charakteristischer Ausdruck der Organgröße für Individuen der gleichen Altersgruppe einer Art sein. Sein Zahlenwert hängt jedoch nicht nur von inneren Faktoren ab, sondern wird auch von Umweltbedingungen (Lebensraum, Lebensweise, usw.) beeinflusst. Der für adulte Individuen einer Species errechnete Organkoeffizient ist somit strenggenommen nur eine für diejenige Population typische Maßzahl, aus der die untersuchte Stichprobe entnommen wurde. An einem Beispiel (Auswirkung vermehrter körperlicher Tätigkeit auf das Herzgewicht bei Albinmäusen) wird gezeigt, daß sich mit Hilfe des Allometrieprinzips für bestimmte Organe der Einfluß von Umweltfaktoren auf das jeweilige Organgewicht bestimmen läßt.

Literatur

BÄHRENS, D. (1960): Über den Formwandel des Mustelidenschädels. *Morphol. Jb.* 101, 279–369. — CHOINOWSKI, H. (1958): Vergleichende Messungen an Gehirnen von Wild- und Hauskaninchen. *Zool. Anz.* 161, 259–271. — CLASS, I. (1961): Der Einfluß vermehrter körperlicher Tätigkeit auf die Organgewichte von Albinomäusen. *Z. Anat.* 122, 251–265. — FRICK, H. (1957): Quantitative Untersuchungen an äthiopischen Säugetieren. *Anat. Anz.* 104, 305–333. — FRICK, H. (1958): Betrachtungen zum allometrischen Wachstum einiger Nagetiere. *Verh. Deutsche Zool. Ges. Frankfurt 1958*, 308–314. — FRICK, H. (1959): Allometrische Untersuchungen an den Schädeln von Pavianen. *Anthrop. Anz.* 23, 64–71. — HESSE, R. (1921): Das Herzgewicht der Wirbeltiere. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool.* 38, 243–364. — HÜCKINGHAUS, F. (1961): Allometrische Untersuchungen zur Systematik der Nagetiere. *Z. f. Säugetierkunde* 26. — KLATT, B. (1919): Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. *Biol. Zbl.* 39, 406–421. — KLEMMT, L. (1960): Quantitative Untersuchungen an *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus 1758). *Zool. Anz.* 165, 249–275. — RÖHRS, M. (1958): Allometrische Studien in ihrer Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik. *Zool. Anz.* 160, 276–294. — RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. *Z. wiss. Zool.* 162, 1–95. — RÖHRS, M. (1961): Allometrie und Systematik. *Zf. Säugetierkd.* 26. — SEELIGER, H. (1961): Quantitative Untersuchungen an Albinomäusen (Erbreiner Stamm „AGNES-BLUHM“). *Anat. Anz.* (im Druck). — SIMPSON, G. G. (1959): Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 103, 286–306.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. HANS FRICK, Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14, Anatomisches Institut

Die Bedeutung der Allometrie für die Systematik der Rodentia

Von FOLKHART HÜCKINGHAUS

*Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrecht-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Wolf Herre*

Eingang des Ms. 24. 2. 1961

Die Rodentia oder Simplicidentata stellen unter den Säugetieren eine Gruppe besonderer Formfülle dar. Diese Tatsache gewinnt dadurch an Interesse, daß aus den paläontologischen Daten der Hinweis zu entnehmen ist, daß es sich um eine Tiergruppe handelt, welche erst in erdgeschichtlich weniger zurückliegenden Zeiten ihre wesentliche evolutive Entwicklung fand. Innerhalb der Rodentia bilden die südamerikanischen Meer-schweinchen eine wohlabgegrenzte Einheit, die seit dem Pliocän bekannt ist (SIMPSON 1945). Meine Untersuchung beschränkt sich auf die Unterfamilie Caviinae MURRAY 1866, deren Gattungen und die noch niedrigeren systematischen Gruppen.

Innerhalb dieser Unterfamilie werden die Gattungen *Microcavia* GERVAIS & AMEGHINO 1880, *Galea* MEYEN 1831, *Cavia* PALLAS 1766 und *Kerodon* CUVIER 1825 unterschieden (Abb. 1).



Abb. 1. Schädel von *Microcavia australis*, *Cavia aperea*, *Galea musteloides* und *Kerodon rupestris*